植物分类学报 23 (3): 170—178 (1985)
Acta Phytotaxonomica Sinica

独叶草形态学的研究*

III. 花、果实和种子的形态和解剖

胡正海 田兰馨

(西北大学，西安)

摘要 本文报道独叶草 *Kingdonia uniflora* 的花、果实和种子的形态结构规律。花的各部分多而无定数，呈螺旋状排列。花被片的脉序呈开放的二叉分枝，可分三类。雄蕊分能育和不育两类，维管束单一，后者顶端的凹沟内具蜜腺，前者的花粉囊呈侧向-外向着生。心皮分化为三部分，子房具柄，含 1 枚横生胚珠。开花时，心皮不完全闭合，属半开放型，近似黄连属 (*Coptis*) 植物。聚合瘦果，种子 1 枚，胚处于原胚期，胚乳丰富。文中还讨论了有关形态演化问题。

关键词 独叶草;花;果实;种子;形态;解剖

独叶草 (*Kingdonia uniflora* Balfour f. et W. W. Smith) 为我国特产的一种毛茛科多年生草本植物。由于它具有一些原始性状，有别于毛茛科的其他属，因而对它的系统位置存在着不同的看法[1,3,7,8,11,13,14]，并引起植物学家的广泛注意。60 年代和近年来，国内外一些学者已从不同方面对独叶草进行了研究[2-6,9-12]。本文是我们利用原产地的新鲜材料进行系统的形态学研究的第三篇报道，叙述独叶草花器官、果实和种子的形态规律以及内部结构特征，为讨论其系统位置提供资料。

材料及方法

研究材料分别采自陕西境内秦岭东太白山的放羊寺附近 (海拔 2650—3000 米) 及斗母宫东沟(海拔 3000 米)蔽荫的原始林下。

花和果实除进行新鲜材料观察和统计外，分别固定于 70% 酒精-甲醛-醋酸及铬酸-醋酸-甲醛两种固定液内。其中，一部分材料以 NaOH-70% 酒精溶液透明，番红或铁矾-苏木精染色，甘油封藏；另一部分材料进行石蜡法制片，连续纵、横切片厚度为 10 微米，分别用番红-固绿、苏木精-桔红 G 以及多色反应染色法(酸性品红-醋酸-亮绿)染色。此外，还将花柄不同部位进行徒手切片，观察维管束的分布情况。

观察结果

(一) 花的形态和结构

独叶草的每个年苗上，只生一枚单花，位于根状茎芽苞叶的叶腋内。花具长柄，花托呈半球状隆起，其上螺旋状排列着离生的花被片 4—7 枚，退化雄蕊 8—13 枚、雄蕊 3—8

* 本项研究为中国科学院科学基金资助的课题。

枚、离生心皮 4—9 枚(图 1)。

1. 花柄　呈细长圆柱形，长 6—13 厘米，直径 1—1.5 毫米。表面密布长条状紫色斑点，光滑，无附属物。

花柄的内部结构由表皮、皮层和维管柱构成(图 2:A, B, C)。表皮细胞 1 层，外壁略角质化，细胞内含有紫褐色颗粒。皮层由 5—8 层薄壁细胞构成，紧邻表皮的 1—2 层细胞内也常有紫褐色颗粒。维管柱由 5—7 个外韧维管束组成一圈，柱的中央具髓(图 2:A,B,C) 根据花柄的不同高度的徒手切片观察，其维管束的数目自花柄基部向上有一定增加。每个维管束的木质部为一束，而韧皮部则多数呈两束，其间由 1—2 列薄壁组织细胞所分隔(图 2:D)。



图 1　独叶草花的组成(×5)

Fig. 1　The structure of the flower in *Kingdonia uniflora*

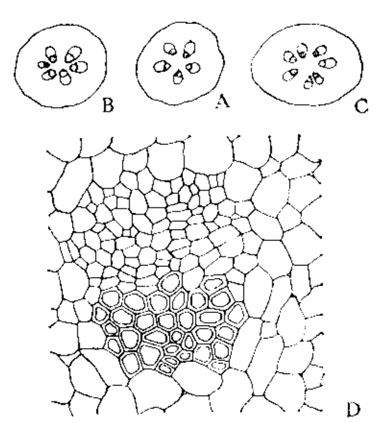


图 2　花柄的横切面

A.B.C. 花柄结构简图(×25)；D. 一个维管束的结构(×440)

Fig. 2　Pedicel in cross section A.B.C Digrams of structure of pedicel; D. structure of vascular bundle.

2. 花托　位于花柄顶端，呈半球状隆起。根据花托的连续切片和透明材料观察，各个花器官的节部结构类似，都是单叶迹、单叶隙。这种单叶迹在花托内部和相邻的两个维管束相连系，由后者的分枝形成(图版 1:1)。在花托中未发现剩余的维管束，因此，所有的迹都进入花器官内(图版 1:2)。

3. 花被片　独叶草的花为单被花。Balfour 和 Smith (1914)[8] 曾认为这种花被为萼片，而非花瓣。根据上述观察结果，花托中未发现剩余束或花瓣迹的残遗。因此，我们赞同 Foster (1961)[11] 的意见，使用"被片"(tepal) 名词为宜。

花被片的数目不定，4—7 片。外表呈淡绿色，基部的背腹面都密布长条状紫色斑纹。每个被片呈卵形，长 5—7.5 毫米，中部宽 2.1—2.6 毫米，下部狭长成短柄，顶端渐尖。顶端一般不分裂，但有的分裂成 2 或 3 个大小不等的小裂片，此外，尚发现少数花被片在其下半部发生裂片(图 3)。

花被片的内部结构由表皮、薄壁组织和维管束构成。上、下表皮都为一层细胞，下表皮具气孔器，属毛茛科型 (图 4:A)；薄壁组织由 3—4 层细胞组成，呈类椭圆形，而在维管

束处层数较多;叶脉由单个维管束和薄壁组织鞘组成。通过花被片不同部位的横切面,并结合透明标本观察,被片的中脉从基部至顶部都是单个外韧维管束,但在中脉分枝前韧皮部先分为两束,然后木质部再分为两束,当侧脉分出后,中脉即恢复为单束(图 4:B—F)。

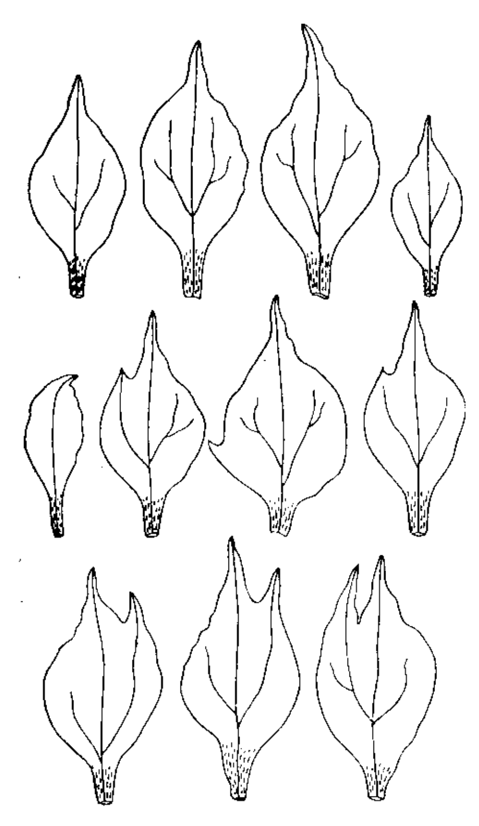


图 3 被片的各种形态类型和脉序变化(×6)
Fig. 3 Various morphological types and the venation variation in the tepals

花被片的中脉都分支,其侧脉多数呈开放的二叉分枝。根据广泛观察和统计,中脉的分支情况有三种:常见的是先发生一个侧脉,以后又产生第二个;中脉同时产生两个侧脉;中脉不产生分支(图 3)。一般花被片的中脉都延伸至叶尖顶部,而侧脉的末端一般终止于叶肉内,不延伸至边缘(图 3)。但是,在顶端具裂片的被片中,其侧脉延伸至裂片尖端,而少数裂片小的,侧脉不延伸入内,另有少数花被片在下半部产生裂片,则与侧脉无关(图 3)。

4. 雄蕊群 独叶草的雄蕊群为多数螺旋状着生的离生雄蕊构成。Balfour和 Smith(1914)[8]报道为 10—15 枚雄蕊。Foster (1961)[11] 指出雄蕊分两类:退化雄蕊和正常雄蕊。我们的观察结果与后者一致,并发现这两类雄蕊的数目变化都很大[5]。

退化雄蕊位于被片和正常雄蕊之间,全体呈丝状体,顶端膨大成瘤状,其近轴面出现凹沟,个别的顶端二裂(图 5)。表面淡黄色,密布长条状紫色斑纹。长 1.6—2.1 毫米,中部直径 0.23—0.4 毫米,较正常雄蕊短。

丝状部分的结构类似一般花丝,由表皮、薄壁组织及维管束构成。表皮及靠外层的薄壁组织细胞内,常见紫褐色颗粒,为与上述紫斑有关的色素物质。维管束单一,外韧型,但有的由一列薄壁组织细胞将韧皮部分隔成两束。花丝中维管束不分枝,延伸到顶部后向近轴面弯曲,进入膨大的瘤状部分(图 5)。

瘤状部分的横切面呈椭圆形,也由表皮、薄壁组织和维管束结构(图版 1:3)。其近轴面具一沟槽,口小腔大。槽内的表皮细胞呈垂周向引长,细胞内富含分泌物。表皮下为2—5层小型的薄壁细胞,细胞质染色深,核大。它们共同构成腺体结构(图版 1:6),属于许多毛茛科植物退化雄蕊上常具有的蜜腺。瘤状部分具二裂的少数雄蕊,其花丝也较宽,内具二条维管束,它们分别延伸至瘤状部分的二个裂片内(图 5),由此可见它们可能是二个退化雄蕊在花的发育早期合并而成。

正常雄蕊位于不育雄蕊和心皮之间,由花丝和花药构成。花丝细长,丝状,表面淡黄色,也密具长条状紫色斑纹;花药顶生,花粉囊突起,呈侧向-外向着生,成熟时黑褐色,表面显网纹(图 6)。长 2.6—3 毫米,直径 0.26—0.29 毫米,明显较前者长。

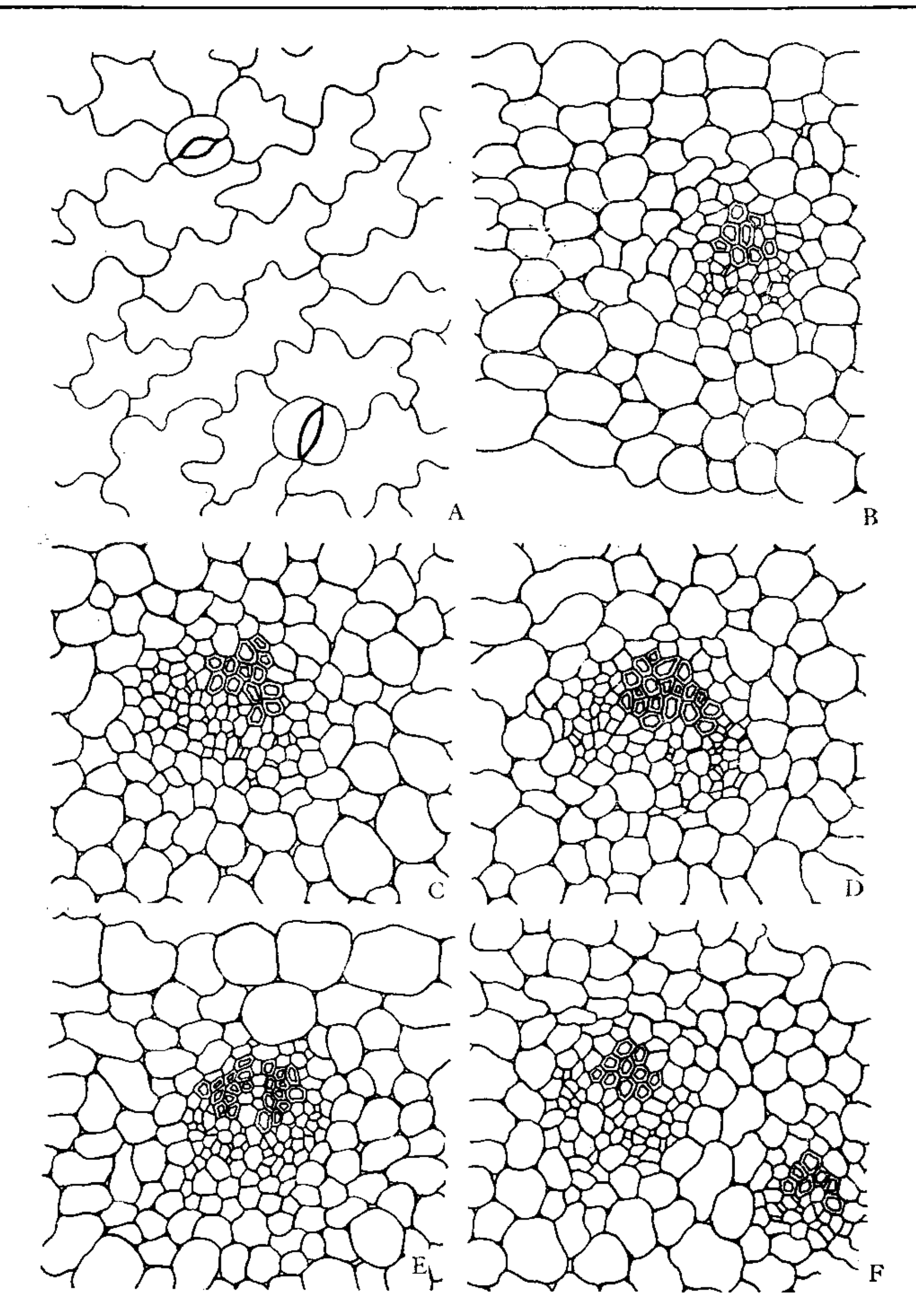


图 4　花被片的结构

A 气孔器的表面观（×360）。B—F 横切面的一部分，示中脉分支前木质束和韧皮束的分离过程（×360）。

Fig. 4　The structure of the tepals

A Stomata in surface view. B—F A part of cross section, showing separating process of xylem and phloem bundles before branching of the midrib.

花丝的结构类似退化雄蕊，由表皮、薄壁组织和维管束构成。维管束单一，由花丝延伸至药隔中。花药由药隔和两对花粉囊构成。药隔发达，由大量薄壁组织包围着一个外韧维

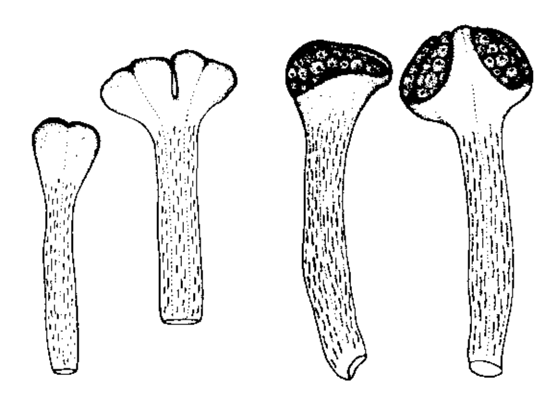


图5 退化雄蕊 (×15) 图6 正常雄蕊 (×18)
Fig. 5 Staminodes Fig. 6 Stamens

管束,而两对花粉囊被发达的药隔分隔在花药顶部的两侧(图版 1:4)。成熟的花粉囊壁,最外部为一层表皮细胞,内部为一层纤维层,其细胞壁上具垂周向的增厚条纹,有的尚可见残留的中层细胞(图版 1:7)。花粉粒近球形,外壁较厚,具条网状花纹,明显属三沟类型(图版 1:5)。最近,张玉龙 (1983)[4]对花粉粒的显微和超显微结构已作了详细报道。

5. 雌蕊群 独叶草的雌蕊群由离生心皮组成,也呈螺旋状着生。Balfour, Smith (1914)[8] 曾报道,心皮 5—7 枚;Foster (1961)[11] 报道为 5—8 枚;我们曾在野外统计 100 朵花,为 4—9 枚,而多数为 5—7 枚[5]。花初开时,心皮的长度短于正常雄蕊,大小比较相近。以后,大小出现明显差异,一般中央的小,四周的大,其长度为 1.9—3 毫米。

每个心皮的基部都具一短柄,其上可明显的区分为子房、花柱和柱头。表面都密布紫

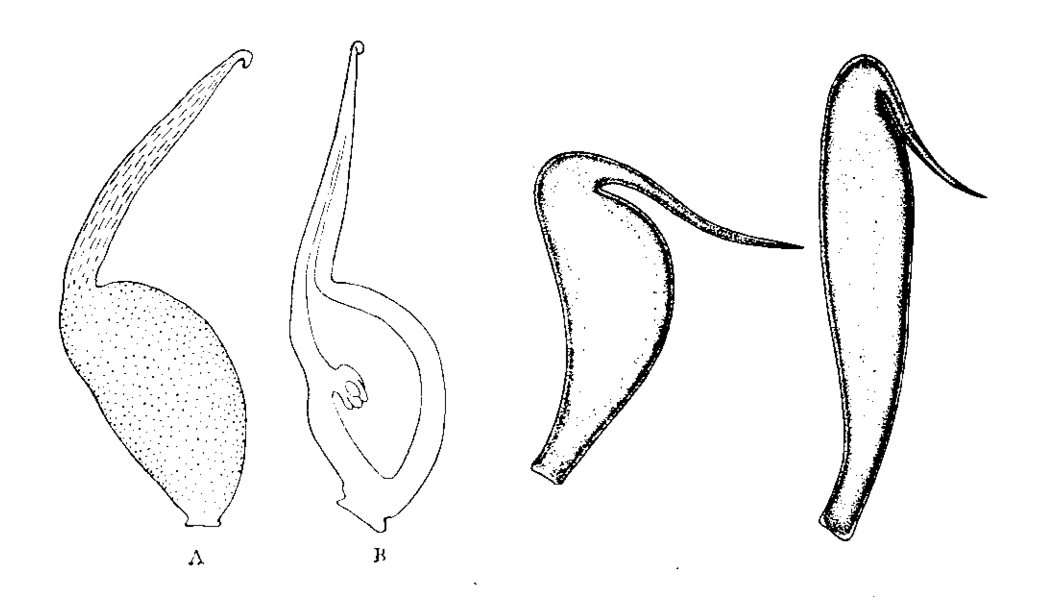


图7 心皮的外形 (A) 及其纵切面 (B) (×35)
Fig. 7 Gross mophplogy (A) and longitudinal section (B) of carpels

图8 果实的外形 (×6.3)
Fig. 8 Gross mophology of fruit

色斑点，而柄部缺乏(图 7:A)。子房半圆形，自背缝线向腹缝线方向变扁，呈侧扁状，长度为 0.9—1.5 毫米。花柱为长柱状，开花时呈直立或稍向外倾斜，其顶端为乳头状柱头（图 7:A)。胚珠 1 枚，着生在腹缝线处的内侧壁上，位于子房中部以上近 2/3 部位处，为下垂状的横生胚珠(图 7:B)。

根据心皮从柱头经花柱、子房到柄部的连续横切面，并对照其纵切面观察。柱头为略膨大的实心结构，由一层表皮细胞包围着同形薄壁组织构成。紧连柱头的花柱部分仍为实心结构，向下，在腹缝线的一侧出现自外向内的凹沟，以后凹沟逐渐加深，当深达花柱的 1/3 时，在背缝线的一侧心皮的薄壁组织内出现一束外韧维管束，因此这部分的花柱即由表皮、薄壁组织和维管束构成（图版 2:1—3)。在接近子房的花柱部分，凹沟扩大，在子房的顶部形成一个椭圆形的空腔，即为子房室。此时，沟道并不愈合，仍为开放型（图版 2:4)。当接近胎座时，沟道两侧的子房壁自外向内逐渐愈合。在胚珠着生处，子房壁已完全愈合，并在其薄壁组织内出现腹缝线维管束。此时，子房壁由内、外表皮，薄壁组织和背腹两条维管束构成，中央为子房室，其中有 1 枚胚珠，胎座属边缘型（图版 2:5)。由此往下，子房室逐渐变小，在子房基部消失（图版 2:6)。在子房柄内，两个维管束逐渐接近而合并为一束，然后进入花托。因此，独叶草在开花时，其心皮在子房中部以上及花柱部分都是开放的，呈褶叠式的结构，而在胎座以下的子房部分才是封闭的结构。

独叶草子房内的胚珠着生于腹缝线处，其珠孔向下，合点向花柱端，由一个短而弯曲的珠柄着生在子房壁上。关于此种胚珠类型，Foster（1961)[11] 曾称为下垂状直生胚珠。毋锡金(1983)[2] 认为属于倒生胚珠。我们根据其胚珠的合点与珠孔在一条直线上，与胎座平行，珠柄短而弯，因此胚珠全体在胎座上呈横向弯曲的特点（图版 2:7)，认为称横生胚珠（amphitropous ovule）比较合适。成熟胚珠具有单层珠被，蓼型的胚囊。关于胚珠和胚囊的精细结构，毋锡金（1983)[2]在最近已有较详细的报道。

（二）果实和种子的形态结构

独叶草开花、受精后，由于许多心皮未进一步发育，所以一朵花内形成的离生单果的数目一般都较其心皮的数目少，具 1—6 枚。

心皮在进一步发育中，花柱逐渐伸长，并向子房的背缝线方向下弯，其末端上翘，形成一种喙状结构（图 8)。果实成熟时不开裂，含 1 枚种子，果皮与种皮分开，属于瘦果，而整朵花形成聚合瘦果。瘦果黑褐色，长锥形，基部渐狭，侧扁，表面光滑（图 8)。全长 10.5—13 毫米，其中喙长 3.5—4.5 毫米，膨大部分长 7—8.5 毫米，宽 1.5—1.7 毫米。

成熟的果皮中，外果皮由外表皮细胞和 2—3 层薄壁组织细胞构成，前者的外壁较厚，并角质化，而后者排列紧密，细胞内具深褐色色素物质；中果皮较厚，为 7—9 层薄壁组织细胞构成，细胞间具间隙，细胞内充满淀粉粒，而瘦果两脊的中果皮内各具一维管束，其外部为 5—7 层厚壁组织细胞，细胞壁木质化；内果皮由内表皮和 2—3 层厚壁组织细胞构成，后者的细胞壁呈网纹加厚，并不木质化（图版 2:8)。瘦果的喙部大部分为厚壁组织。

成熟种子扁椭圆形，顶端略尖，基部钝圆。长 3—3.5 毫米，宽 0.8—1.2 毫米。表面白色，种脐位于顶端下 1/3 处的侧面边缘(图 9:A)。种皮薄膜状，由 2—3 层薄壁组织细胞构成；胚乳十分丰富，为薄壁细胞构成，细胞内富含贮藏物(图 9:B)；胚小，处于原胚阶段，位于种子的钝圆端(向子房基部一端)的胚乳内，其长度仅占胚乳长度的 1/20 左右。胚的

顶部为近球形的原胚，基部为多细胞的长形胚柄，而原胚周围的胚乳细胞被消化，从而形成一个小的空腔(图 9:C)。

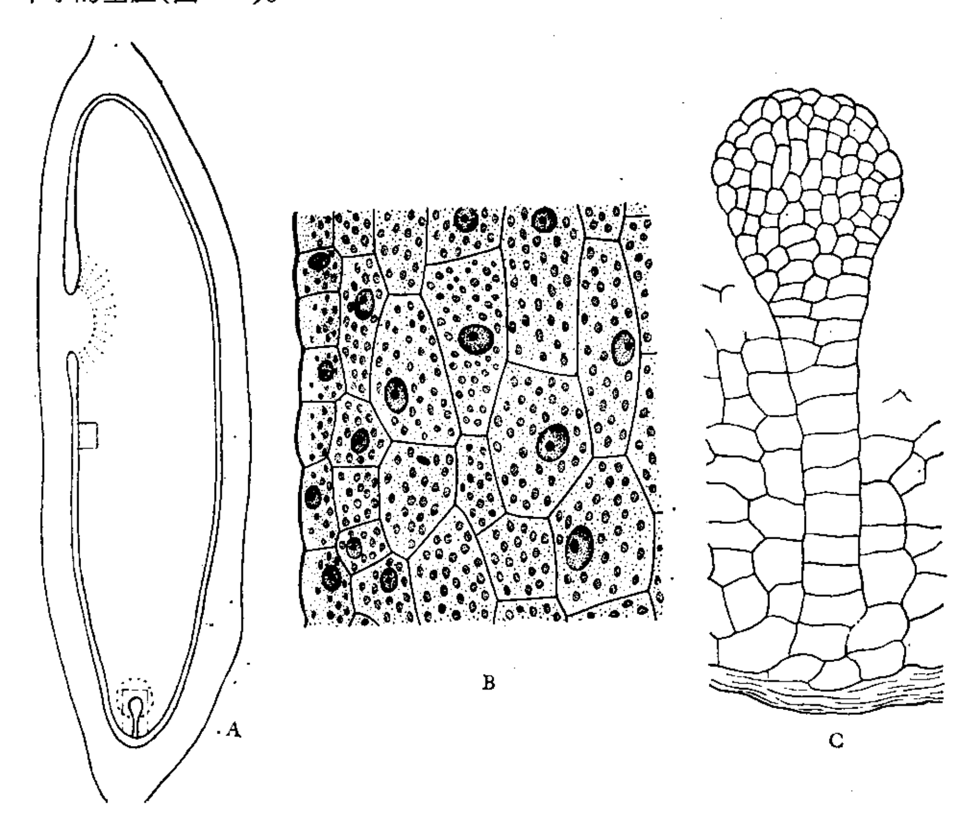


图 9 A. 种子的形态和着生位置简图(×7)；B. 种皮和胚乳的一部分；C. 胚的放大 (×616)

Fig. 9 Diagrams of mophology and inserted position of seed (A); The magnification of a part of seed coat endosperm (B) and embryo (C)

讨　　论

综合上述观察结果，从被子植物花器官形态演化的一般规律分析，独叶草的花、果实和种子的形态和结构既有原始的特征，又有进化的特征。

独叶草的花被片是离生的，无定数，在花托上呈螺旋状排列，其脉序内多数侧脉呈开放的二叉分枝，这些应属于原始的特征。其中，花被片具开放的二叉分脉序在毛茛科植物中很少见到[11]。Foster (1961) 根据干标本的透明材料曾指出：独叶草花被片中脉的下部具两个木质部束，以后合并为一束，因而存在由偶数到奇数的转变。他在此基础上，把花被片的脉序归纳成两种类型。但是，根据我们的上述观察，花被片的中脉除分支前后外，自基部至顶部都是单个外韧维管束，未发现木质部在中脉的下部分分为两束的现象。同时，根据中脉为单个维管束以及大量花被片的观察，其脉序应归纳为三种类型，也不同于 Foster (1961) 的报道。

独叶草的雄蕊是多而无定数、分离的以及在花托上呈螺旋状排列，这些属于原始的特征。但是，其正常雄蕊明显的分化为花丝和花药，花丝中具单个维管束，小孢子囊侧向-外

向着生。而原始的双子叶植物的雄蕊呈叶状，具 3 脉，小孢子囊着生在近轴面的中脉和侧脉之间。因此，独叶草雄蕊应属于进化的类型。其退化雄蕊的形态结构类似正常雄蕊的花丝，又着生在花被片与正常雄蕊之间，说明可能由正常雄蕊退化而来。其瘤状部分的凹槽内具有蜜腺，又类似许多具退化雄蕊的毛茛科植物的结构特征。

独叶草的心皮离生、多而无定数以及在花托上呈螺旋状排列，也属于原始的特征。但是，其心皮明显分化为子房、花柱和柱头三部分，而一些木本毛茛目植物，如 *Drimys piperita* 和 *Degeneria* 属植物的原始心皮呈一种开放的叶状对褶器官，三部分缺乏明显的区别[11]，因此，上述独叶草的心皮形态应属于进化的。Foster (1961)[11] 曾报道，独叶草的心皮原基为开放的对褶状结构，属于一种原始类型的个体发育，但心皮闭合较早，形成一个封闭的子房。根据我们上述观察，在开花时，其子房的胎座以上都是开放的，仅子房的下半部分愈合，因此，独叶草的心皮应属于半开放的结构，是一种原始的特征。独叶草的离生心皮不完全闭合，并具心皮柄的特点类似黄连属 (*Coptis*) 植物[3]。

独叶草的果实为聚合瘦果，类似毛茛科的一些种类。在其成熟的种子中，胚仍处于原胚阶段，胚乳十分丰富。一般认为，胚发育不全的种子常存在于腐生或寄生植物、生育期短促的植物或者阴生或水生植物，根据独叶草的生物学特性分析，可能属于后一类。

参　考　文　献

[1] 王文采，1957：中国毛茛科植物小志。植物分类学报，**6**(1)：361—391。

[2] 毋锡金，1983：独叶草的胚珠、配子体和受精作用。植物学报，**25**(6)：497—504。

[3] 张芝玉，1982：星果草属、独叶草属、鸡爪草属的染色体的观察和系统位置的探讨。植物分类学报，**20**(4)：402—409。

[4] 张玉龙，1983：独叶草的花粉形态的研究及其在分类上的意义。植物分类学报，**21**(4)：441—444。

[5] 胡正海等，1964：独叶草的分布和一般形态的研究。植物学报，**12**(4)：351—363。

[6] 胡正海、李广民，1979：独叶草的形态学研究 II. 根状茎的解剖。植物分类学报，**17**(2)：23—29。

[7] Airy-Shaw, H. K., 1973: A Dictionary of the Flowering Plants and Ferns. Eighth Edition. Cambridge at the University Press.

[8[Balfour, I. B. and W. W. Smith, 1914: Kingdonia uniflora Diagnoses Specierum Novarum. LICII (Species Chinensis), *Notes Roy. Bot. Gard. Endinp.* VIII, 191—192.

[9] Foster, A. S., 1959b: The Morphological and Taxonomic Significance of Dichotomous venation in Kingdonia uniflora Balf. f. et W. W. Sm. *Notes Roy. Bot. Gard. Endinb.* **23**: 1—2.

[10] Foster, A. S. and H. J. Arnott, 1960: Morphology and Dichotomous Vasculature of Leaf of Kingdonia uniflora Balf. f. ft W. W. Sm. *Amer. J. Bot.* **47**: 684—698.

[11] Foster, A. S., 1961: The Floral Morphology and Relationships of Kingdonia uniflora Balf. f. et W. W. Sm. *Jour. Arnold Arb.* **17**(4): 397—411.

[12] Foster, A. S., 1962 Ontogenetic Studies on Dichotomous Venation in Kingdonia uniflora (Abstract). *Amer. J. Bot.* **49**: 659—660.

[13] Hutchinson, J., 1973: The Families of Flowering Plants. Third Edition. Oxford at the Clarendon Press.

[14] Takhtajan, A., 1969: Flowering Plants. Oliver and Boyd. Edinburgh.

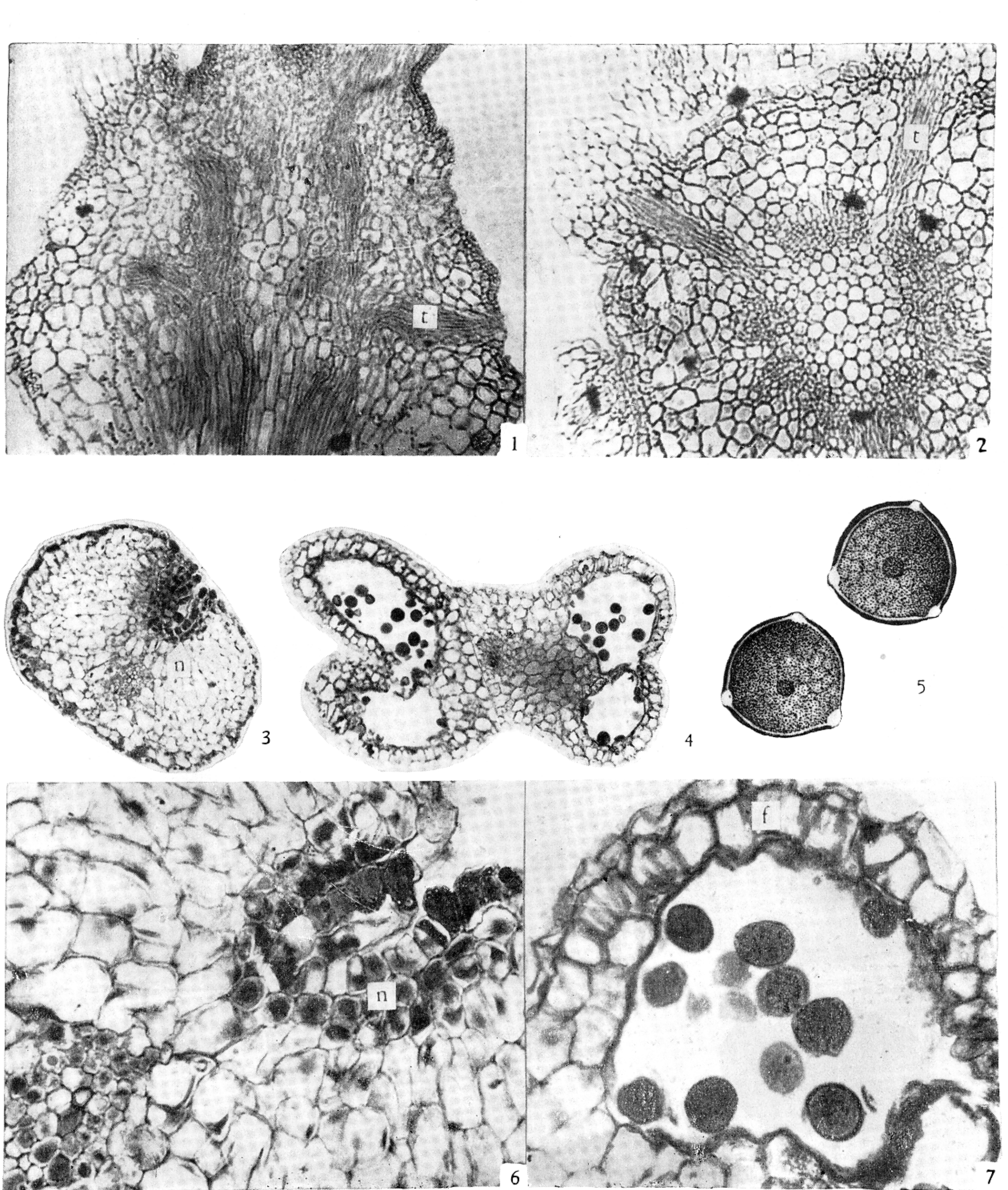
STUDIES ON MORPHOLOGY OF KINGDONIA UNIFLORA F. BALFOUR ET W. W. SMITH III THE MORPHOLOGY AND ANATOMY OF FLOWERS, FRUITS AND SEEDS

HU ZHENG-HAI TIAN LAN-XIN

(Department of Biology, North-Western University, Xian)

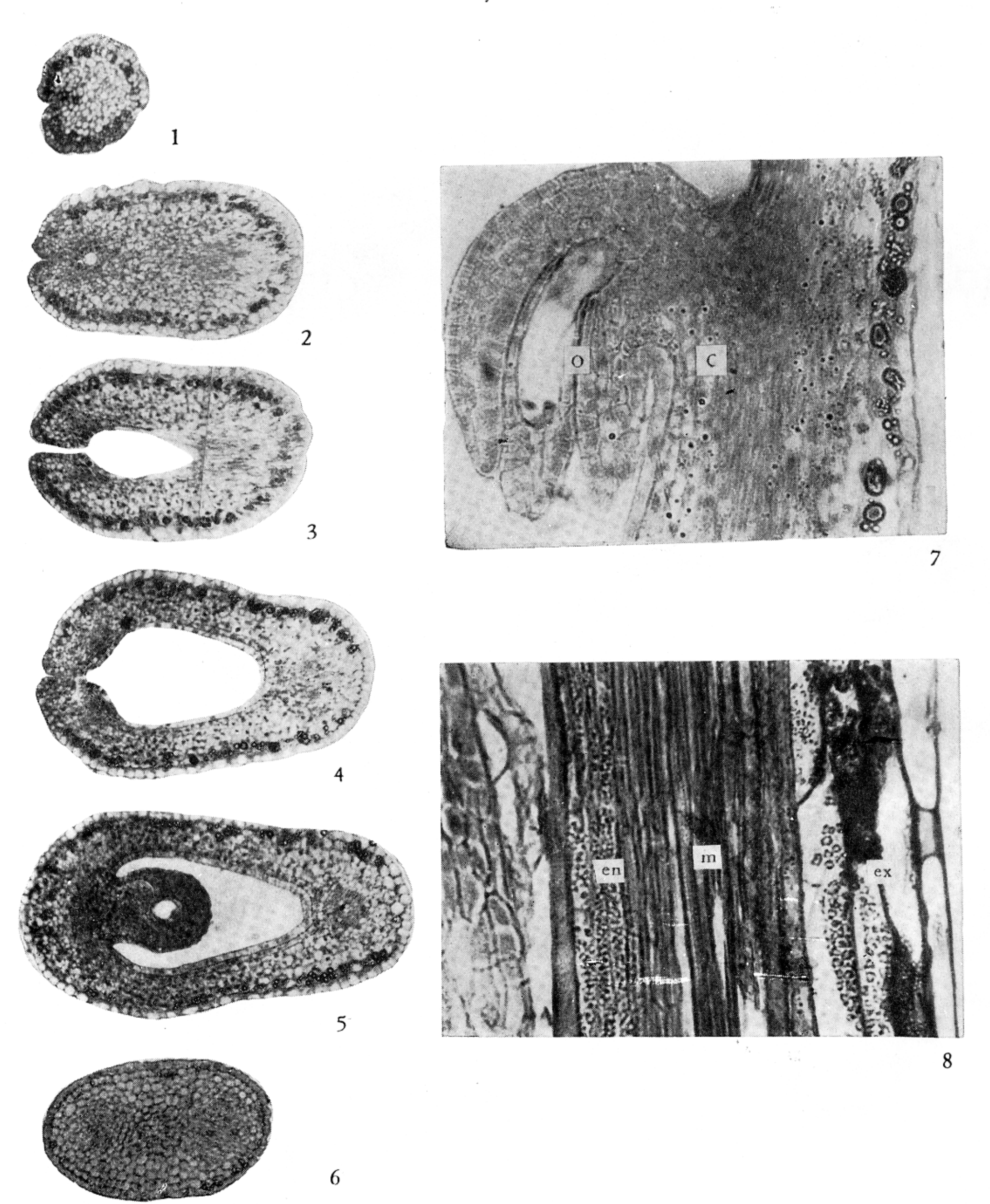
Abstract In the present paper, the morphology and structure of the flower, fruit and seed of *Kingdonia uniflora* are reported. Each part of the flower is usually indefinite and is spirally arranged. The venation of the tepals is open-dichotomous and classified into three types. There are two types of the stamens, which have a solitary bundle; the sterile stamens bear nectaries in the ventral furrows of the apex, and the pollen sacs of the fertile ones are lateral-extrose. The carpel is differentiated into three parts, and is not completely closed in flower, which represents a half-opened type and is simillar to that of *Coptis*. The fruit is an achene. The embryo is at the stage of proembryo when the fruit is mature. The endosperm is copious. In this paper, some problems concerning morphological evolution are also discussed.

Key words *Kingdonia uniflora;* Flower; Fruit; Seed; Morphology; Anatomy



1.花托纵切面（×100）；2.花托横切面（×100），t. 叶迹；3.退化雄蕊的瘤状部分横切面（×100），n. 蜜腺；4.正常雄蕊花药横切面（×100）；5.花粉粒（×880）；6.蜜腺（n）放大（×400）；7.花粉囊放大（×400），f. 纤维层。

1. Receptacle in longitudinal section; 2. Receptacle in cross section, t. leaf traces; 3. Tubercles of staminode in cross section, n. nectaries; 4. Anther in cross section; 5. Pollen grains; 6. Nectaries (n) magnified; 7. Pollen sac magnified, f. fiber layers.



1—6.心皮不同高度的横切面,示半褶叠式结构（×100） 1—2.花柱的上部，3. 花柱的基部，4. 子房上部，5.胚珠着生处，6.子房基部。7.着生子房壁（c）上的胚珠（o）纵切面（×400)。8.果皮纵切面的一部分(×200)，ex. 外果皮，m. 中果皮，en. 内果皮。

1—6. Cross section of carpel at different levels, showing half-folded structure, 1—2. Upper part of style, 3. Basal part of style, 4. Upper part of ovary, 5. Ovule insertion, 6. Basal part of ovary. 7. Ovule (o) inserted on ovary wall (c) in longitudinal section. 8. A part of pericarp in longitudinal sections, ex. exocarp, m. mesocarp, en. endocarp.